http://www.icn.unal.edu.co/ Caldasia 35(1):177-197. 2013

ANÁLISIS MORFOLÓGICO DE LAS ESPORAS DE *SERPOCAULON* (POLYPODIACEAE) DE LA CORDILLERA CENTRAL DE COLOMBIA

Morphological analysis of *Serpocaulon* (Polypodiaceae) spores from the Colombian Central Cordillera

VALENTINA RAMÍREZ-VALENCIA
DAVID SANÍN
Instituto de Investigaciones en Estratigrafía-IIES, Universidad de Caldas. Manizales, Colombia. valentina-r-v@hotmail.com, dav.sanin@gmail.com

ANDRÉS PARDO-TRUJILLO
Instituto de Investigaciones en Estratigrafía-IIES, Universidad de Caldas, Programa de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Manizales, Colombia. andres.pardo@ucaldas.edu.co

RESUMEN

Serpocaulon A. R. Sm. es un género monofilético de Polypodiaceae, compuesto por 42 especies neotropicales, cuya mayor riqueza de especies se encuentra en Colombia, principalmente en la Cordillera Central (21 taxones). Su delimitación infragenérica aún no es precisa, debido a: a) problemas nomenclaturales, b) el desconocimiento de su distribución geográfica, c) su diversidad y d) los múltiples eventos de hibridación presentes en el género. Con el fin de incrementar el conocimiento taxonómico de *Serpocaulon*, se describió la morfología de las esporas de 21 taxones registrados en la Cordillera Central de Colombia, a partir de microscopía de luz transmitida-MLT y electrónica de barrido-MEB. Los especímenes analizados fueron obtenidos de herbarios regionales. Se evaluaron 15 caracteres morfológicos y se promediaron 25 esporas en vista lateral y 25 en vista proximal por taxón. Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con el fin de identificar la variabilidad de los taxones. Se registraron esporas mónadas, heteropolares, con simetría bilateral, y formas elipsoidales, sub-elipsoidales a globulares en vista proximal y plano-convexas a cóncavo-convexas en vista lateral. Todos los taxones estudiados presentan ornamentación verrugada, que varía en tamaño, forma y distribución. Se observaron dos tipos de perisporio (plegado y liso). Los resultados sugieren que las verrugas son un importante carácter en la determinación de las especies, así como en su definición infragenérica, y que el ACP es útil para identificar algunos patrones morfológicos. Finalmente, se sugieren cuatro grupos morfológicos conformados por especies que coinciden con clados propuestos previamente en estudios moleculares.

Palabras clave. Microscopía, esporas monoletes, verrugas, taxonomía de helechos.

ABSTRACT

Serpocaulon is a monophyletic genus within Polypodiaceae with 42 Neotropical species. The highest diversity is found in northern South America, mainly in the Central Cordillera of Colombia (21 taxa). The infrageneric delimitation of *Serpocaulon* is still dubious due to a) nomenclatural problems, b) poor knowledge of

their geographical distribution, c) high species diversity, and d) multiple hybridization events within the genus. In order to contribute to the taxonomic knowledge of *Serpocaulon*, we describe spores from all 21 species reported in the Colombian Central Andean Cordillera using transmitted light-LTM and scanning electron-SEM microscopy. The analyzed specimens were obtained from several regional herbaria. For each species, 25 spores were measured per view (lateral and proximal) and 15 morphological characters were evaluated. We used Principal Components Analysis (PCA) to determine taxa variability. *Serpocaulon* spores are monads, heteropolar, bilaterally symmetrical, ellipsoid, sub-ellipsoid to globular in proximal view, and plane-convex to concav-convex in lateral view. All studied taxa have verrucate ornamentation, which varies in size, shape, and distribution. Two basic types of perispores were recognized, thick-folded and thin-no folded. Our results suggest that the morphology of the verruca is important in determining most of the species as well as in their intrageneric classification. PCA was a useful technique to identify some morphological patterns. Finally, we present four morphological groups, which were suggested in previous molecular studies.

Key words. Microscopy, monolete spores, verrucae, ferns taxonomy.

INTRODUCCIÓN

Serpocaulon A. R. Sm. es un género monofilético soportado por el análisis de cuatro regiones genómicas del cloroplasto (Schneider *et al*. 2004, Smith e*t al*. 2006). Segregado de *Polypodium* L.*,* reúne actualmente 42 especies neotropicales caracterizados por rizomas largamente reptantes, con escamas clatradas, venación regularmente anastomosada (gonioflebоide) con aréolas individuales en forma chevroide y una vena incluida libremente excurrente (Smith *et al*. 2006, Labiak & Prado 2008).

Una reconstrucción filogenética basada en datos moleculares obtenidos de 68 muestras pertenecientes a 31 especies de *Serpocaulon*, sugiere que el centro de origen del género se localiza entre Bolivia y Brasil (Kreier *et al*. 2008). Sin embargo, la mayoría de las especies se encuentran en los Andes y el sureste de Brasil (Smith *et al*. 2006, Labiak & Prado 2008). En el tratamiento taxonómico de *Serpocaulon* realizado para la Cordillera Central de Colombia se registraron 21 taxones (Sanín 2011), lo cual señala a este territorio como el principal centro de diversificación para el género (Sanín 2006).

Hensen (1990), realizó el primer estudio monográfico para 23 especies del género, al interior del "complejo" *Polypodium loriceum* e incluyó una propuesta filogenética a partir de datos morfológicos y fotografías con microscopía electrónica de barrido (MEB) de las esporas de 16 especies. Moran (1995), presentó la revisión de 13 especies del "grupo" de *Polypodium loriceum*, en un contexto regional para la Flora de Mesoamérica, donde suguiere dos centros de diversificación (México y los Andes), en este documento se propone que el grupo requiere de un profundo tratamiento monográfico.

No obstante, su monofilia y descripción aún presentan problemas que no permiten la adecuada delimitación de los taxones, debido a la limitada variación en las secuencias de los cloroplastos y las frecuentes homoplasias morfológicas (Kreier *et al*. 2008). Además, por ejemplo, los problemas en la determinación de especies emparentadas como *Serpocaulon fraxinifolium*, *S. appressum* y *S. polystichum* son frecuentes (Moran 1995), debido a que el

ejemplar tipo de *S. fraxinifolium* no cuenta con rizoma. Esto limita la descripción de las escamas y la adecuada delimitación morfológica de las especies al interior del clado (Smith *et al.* 2006, Kreier *et al*. 2008).

A nivel palinológico, a partir del uso de microscopía de luz transmitida y electrónica, existen estudios que han hecho aportes en la descripción de los taxones de *Serpocaulon* (Tabla 1). Coelho & Esteves (2011), estudiaron las esporas de 16 especies brasileras de *Serpocaulon* y nueve géneros emparentados cuya ornamentación papilada-verrugada es característica en los taxones evaluados y registran similitud entre las esporas de *Serpocaulon*, *Campyloneurum*, *Pleopeltis* y *Polypodium,* lo cual soporta la cercanía filogenética entre estos géneros. A nivel ecológico, se ha comparado la morfología de las esporas con los patrones de distribución de las especies brasileñas, sin registrar relaciones significativas entre las zonas de vida y la morfología de las esporas (Esteves & Coelho 2011).

Con el objetivo de incrementar el concocimiento taxonómico infragenérico de *Serpocaulon*, se presenta un análisis morfológico de las esporas de los 21 taxones registrados en la Cordillera Central de Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las esporas se obtuvieron de especímenes estudiados en la revisión del género para la Cordillera Central de Colombia (Sanín 2011) (Anexo 1), los cuales se encuentran depositados en los herbarios COL, CUVC, CAUP, HUA, HUQ, FAUC, JAUM, PSO y TOLI (abreviados según Index Herbariorum 2012). La revisión del material de herbario se realizó acompañada de las descripciones originales obtenidas de la biblioteca del Jardín Botánico de St. Louis-Missouri, Jardín Botánico de Nueva York y la base de datos Botanicus.org (2010). Se obtuvieron fotografías de los tipos de las bases de datos del Jardín Botánico de Missouri-TROPICOS (2011), Real Jardín Botánico de Inglaterra-KEW (2010), Jardín Botánico de Berlín-B (2010), Herbario de la Universidad de Berkeley-UC (2010) y la base de datos Bores.org (2010) y se revisó literatura monográfica (Hensen 1990), floras locales y regionales (Smith 1983, Mickel &

Tabla 1. Estudios de esporas realizados en *Serpocaulon* con microscopía de luz transmitida (MLT) y microscopía electrónica de barrido (MEB).

Especie	Sinónimo	MLT	MEB	Literatura
Serpocaulon adnatum	*Polypodium adnatum*	x		Coelho & Esteves (2010)
S. caceresii	*P. caceresii*	x	x	Hensen (1990), Coelho & Esteves (2010)
S. dissimile	*P. disssimile*		x	Hensen (1990)
S. dasypleuron	*P. dasypleuron*	x	x	Murillo & Bless (1978), Hensen (1990), Contreras-Duarte *et al.* (2006)
S. eleutherophlebium	*P. mindense* *P. eleutherophlebium*	x	x	Murillo & Bless (1978), Hensen (1990), Contreras-Duarte *et al*. (2006)
S. fraxinifolium	*P. fraxinifolium*	x	x	Hensen (1990), Coelho & Esteves (2010)
S. giganteum	*P. giganteum*	x		Hensen (1990)
S. lasiopus	*P. lasiopus*		x	Hensen (1990)
S. levigatum	*P. levigatum*	x	x	Murillo & Bless (1978), Hensen (1990), Tryon & Lugarton (1991), Contreras-Duarte *et al*. (2006), Coelho & Esteves (2010)
S. richardii	*P. richardii*	x		Coelho & Esteves (2010)
S. sessilifolium	*P. sessilifolium*	x	x	Murillo & Bless (1978), Hensen (1990), Tryon & Lugarton (1991), Contreras-Duarte *et al*. (2006)
S. subandinum	*P. subandinum*		x	Hensen (1990)
S. triseriale	*P. triseriale*	x	x	Murillo & Bless (1978), Hensen (1990), Contreras-Duarte *et al*. (2006), Coelho & Esteves (2010)
S. wagneri	*P. wagneri*		x	Hensen (1990)

Beitel 1988, Lellinger 1989, Tryon & Stolze 1993, Moran 1995, Mickel & Smith 2004), para lograr mayor certeza taxonómica.

Se analizó un espécimen por taxón, con excepción de *Serpocaulon maritimum, S. fraxinifolium, S. caceresii* y *S. dasypleuron* donde se examinaron dos ejemplares. Inicialmente las esporas se observaron bajo el microscopio de luz transmitida, para lo cual se empleó la técnica de acetólisis según Erdtman (1986), que permite conservar caracteres del exosporio y reconocer detalles de la ornamentación. Las placas palinológicas se depositaron en la Palinoteca de la Universidad de Caldas-Instituto de Investigaciones en Estratigrafía-IIES y en el Laboratorio de Paleoecología de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín.

De cada taxón se examinaron 25 esporas en vista proximal y 25 en vista lateral, en un microscopio Nikon Eclipse 80I ® y se fotografiaron con una cámara digital Nikon Sight DS RI1®, ambos con un aumento de 1000x, para un registro total de 1050 esporas. Para la descripción morfológica en términos de la forma, simetría, ornamentación y descripción del perisporio se siguió Tryon & Lugardon (1991) y Punt *et al*. (2007).

Se evaluó la longitud del eje ecuatorial (E.E.), eje polar (E.P.), endosporio (E.), exosporio (Ex.), perisporio (P.) y la longitud de la apertura (L.A.) para ambas vistas (Fig. 1,3) (Contreras-Duarte *et al*. 2006). La descripción de la ornamentación se realizó en la vista lateral a partir del registro de 20 verrugas por espora, midiendo la base (B.V.) y la altura (A.V.) de 10 verrugas periféricas y el diámetro de 10 verrugas centrales (V.C.) (Fig. 1, 3).

La base de datos, los promedios y las desviaciones estándar, se calcularon en el programa Excel 2007® (Tabla 2). Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) (R-Development-Core-Team 2012), donde se correlacionaron los datos cuantitativos con los cualitativos: Forma en vista lateral (FVL), forma en vista proximal (FVP), presencia de

Tabla 2. Promedios y desviaciones estándar de las mediciones de las esporas de *Serpocaulon*

Especie	E.E. µm	SD	E.P. µm	SD	Endo µm	SD	Exo µm	SD	V.C µm.	SD	B.V µm.	SD	A.V. µm	SD	L.A. µm	SD	I.A.A. µm	SD
S. adnatum	50	4,5	30.2	3,59	1	-	1	-	4	0,6	3,7	0,7	1,8	0,6	23,8	4,1	1	0,2
S. caceresii	46,3	4	27	2,9	1	-	1	-	3,9	0,4	4,2	0,5	2,8	0,6	23,4	5	1	0,2
S. dasypleuron	56,8	5,1	36	5,5	0,9	0,2	1,1	0,4	9,5	1,1	8,7	1,1	5,7	1,2	28,4	5	0,9	0,2
S. dissimile	63,6	4,5	38,7	5,6	1	-	2	-	2,7	0,9	4,1	0,8	2,4	1,3	39,9	7,7	1	0,2
S. eleutherophlebium	73	7,1	36,6	4,2	1	-	1,7	0,7	4,9	0,8	4,4	0,6	3	0,3	37,5	3,8	1	0,1
S. fraxinifolium	50	4,5	30,2	3,6	1	-	1,1	0,3	4,9	0,6	4,8	0,6	2,2	0,5	25,7	4,3	0,9	0,2
S. funckii	79,1	5,5	47,3	5,2	1	-	1	0,2	11,1	1,9	10,2	1,2	7,4	1,8	35,9	8,7	0,8	0,2
S. giganteum	50,2	4,3	29,6	4,2	1	-	1	-	4,4	0,5	4,8	0,9	2,3	0,9	24,7	3,7	0,8	0,2
S. lasiopus	81,2	15,8	47,4	11,8	1	-	1	-	3,2	0,4	3,9	1	1,3	0,8	42,9	6	0,9	0,1
S. adnatum × S. levigatum	56	4,7	35,8	3,4	1,2	0,4	1,6	0,7	9,8	1,4	8,9	1,4	4,2	0,5	31,4	6,8	0,8	0,2
S. levigatum	55,5	0,1	35,5	6,8	1	-	1,5	0,6	5,8	0,9	5,5	0,9	3	1	24,9	5,7	0,7	0,2
S. maritimun	55,2	6,5	36,7	6,7	1	-	1,6	0,8	4,1	0,6	4,7	1	2,2	0,6	25,5	4,4	0,7	0,1
S. nanegalense	59,1	6,5	32,7	3,6	1	-	1,1	0,3	5	0,8	4,2	0,7	1,3	0,3	36,1	5,2	1	0,2
S. patentissimun	53,8	5,9	32,9	3,7	1	-	1	-	3,5	1,7	3	1,1	1,6	0,8	28	7,2	0,8	0,2
S. ptilorhizon	72,3	8,1	48,4	6,1	0,8	0,2	1	-	8,5	1,3	8,8	1	4,4	0,6	36,6	4,7	0,7	0,1
S. richardii	48,2	4,5	26,1	2,5	1	0,1	1,1	0,3	4	0,3	4,1	1	2,6	0,8	25,7	4,2	1,1	0,2
S. semipinnatifidum	60,1	5,5	37,3	3,8	1	-	1	-	7,7	0,7	7,9	1,1	3,6	0,6	32,4	4,8	0,9	0,1
S. sessilifolium	63,2	6,4	38,4	4,1	1,1	0,3	1,6	0,5	3,9	0,5	2,5	0,8	1,4	0,9	32,6	5,2	0,8	0,1
S. subandinum	76,7	10,7	43,4	7,4	1	-	1,4	0,5	6,4	1,2	7	1,7	4,1	1	33	4,1	0,8	0,2
S. triseriale	63,4	4,2	38,6	3,2	1	-	1	-	5,7	1,2	5,5	0,5	2,4	1,6	24,6	3,6	0,6	0,1
S. wagneri	56,1	6,8	34,6	4,1	1	-	1	-	3	0,5	3,1	0,8	1,2	0,4	29,5	4,5	0,8	0,2
Promedio	59,6	12	31	4,5	1	0	1	0,3	4	0,8	5	2,8	3	0	30,5	3,5	1	0

Abreviaciones: Eje ecuatorial (E.E.), Eje polar (E.P.), Endosporio (Endo), Exosporio (Exo), Verruga central (V.C.), Base verruga (B.V.), Altura verruga (A.V.), Longitud apertura (L.A.), Índice de área apertural (I.A.A.), Desviación estándar (SD).

perisporio (P.), distribucion de la escultura (D.E.), presencia de pliegues en el perisporio (P.P.) y tipo de verruga (T.V.). Con el fin de registrar las características que se pierden con la acetólisis, se realizó la observación en MEB. Para esto, las esporas se montaron sobre tambores metálicos con cinta de carbono fija y cubiertas con oro paladio al vacío a 15 kV en el MEB, JEOL JSM-5910 LV® del Laboratorio de Microscopía Avanzada de la Universidad Nacional, sede Medellín.

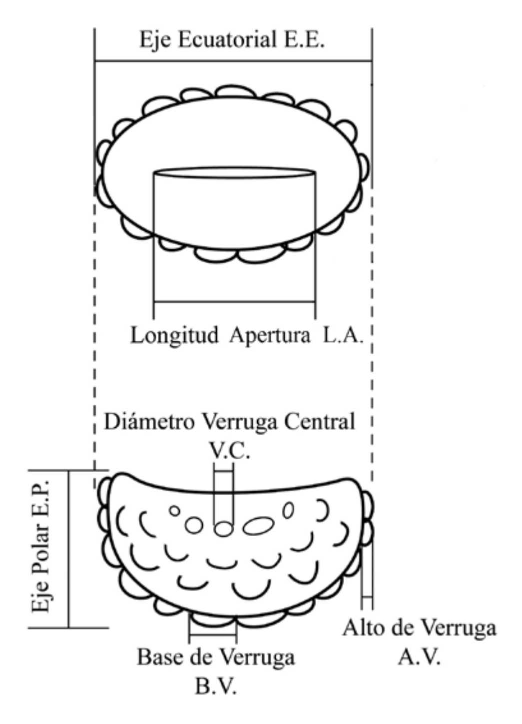


Figura 1. Mediciones en vista lateral registradas para las verrugas de *Serpocaulon*.
Abreviaciones: **V. C.** Verruga central, **A. V.** Altura verruga, **B. V.** Base verruga.

RESULTADOS

Descripción de las esporas de *Serpocaulon* (Polypodiaceae) registradas en la Cordillera Central de Colombia.

Tipo: Mónadas, heteropolares con simetría bilateral. **Abertura**: Monolete. **Forma**: Elipsoidal, sub-elipsoidal a globular, plano-convexas a cóncavo-convexas. **Esporodermis**: Con perisporio delgado a grueso, liso a plegado, endosporio varía de 0.80µm a 1.20µm, exosporio 1µm a 2µm. **Ornamentación:** Verrugada (verrugas ligeramente pronunciadas a pronunciadas), las cuales pueden estar distribuidas de forma homogénea sobre la espora o cubrirla irregularmente. El diámetro de las verrugas centrales varía entre 2µm a 11µm, la base de verrugas periféricas entre 2µm a 10µm y la altura de verrugas periféricas entre 1µm a 7µm. **Apertura:** Recta, largo 23µm a 43µm. La Tabla 2 presenta el promedio de los caracteres cuantitativos evaluados y su desviación estandar en los 21 taxones registrados en la Cordillera Central de Colombia.

Clave para las esporas de los taxones de *Serpocaulon* (Polypodiaceae) registrados en la Cordillera Central de Colombia

1. Esporas con verrugas pequeñas (≤5µm de alto y ancho) (apariencia lisa)....................2
1'. Esporas con con verrugas grandes (>5µm de alto y ancho) (apariencia verrugada).....4
2 (1). Perisporio delgado y fácilmente removible.................................*S. lasiopus*
2'. Perisporio grueso y persistente 3
3 (2'). Perisporio con pliegues ....*S. wagneri*
3'. Perisporio sin pliegues ....*S. dissimile*
4 (1'). Verrugas con formas angulares 5
4'. Verrugas con formas redondeadas 8

5 (4). Verrugas con apariencia cónica ....*S. giganteum*
5’. Verrugas con apariencia cuadrada 6
6 (5’). Esporas con B.V. >7μm ....*S. dasypleuron*
6’. Esporas con B.V. ≤7μm 7
7 (6’). Verrugas ampliamente distribuidas y L.L. ≤24μm ....*S. richardii*
7’. Verrugas estrechamente distribuidas y L.A.>24μm...............................*S. caceresii*
8 (4’). Perisporio con pliegues 9
8’. Perisporio sin pliegues 10
9 (8). Esporas con L.A. >30μm y B.V. ≤4.5μm. ....*S. sessilifolium*
9’. Esporas con L.A. ≤30μm y B.V. >4.5μm .. .. *S. adnatum* × *S. levigatum*
10 (8’). Esporas en vista lateral con E.E. ≤36μm 11
10’. Esporas en vista lateral con E.E. >36μm.... 15
11 (10). Esporas con B.V. ≤3.5μm, V.C. ≤4μm ....*S. patentissimun*
11’. Esporas con B.V. >3.5μm, V.C. >4μm ... .12
12 (11’). Esporas con B.V. ≤4μm, V.C. ≤4.5μm.....................................*S. adnatum*
12’. Esporas con B.V. >4μm, V.C. >4.5 μm 13
13. Esporas con B.V. >6μm, V.C. >6μm ....*S. levigatum*
13’. Esporas con B.V. ≤6μm, V.C. ≤6μm 14
14 (13’). Esporas con L.A. ≤30μm, A.V. >2μm ....*S. fraxinifolium*
14’. Esporas con L.A. >30μm, A.V. ≤2μm ... .*S. nanegalense*
15 (10’). Esporas con I.A.A >0.90μm, L.A. >37μm ....*S. eleutherophlebium*
15’. Esporas con I.A.A ≤0.90μm, L.A. ≤37μm 16
16 (15’). Esporas con A.V. >5μm, B.V. >9μm, V.C. >10μm ....*S. funckii*
16’. Esporas con A.V. ≤5μm, B.V. ≤9μm, V.C. ≤10μm 17
17 (16’). Esporas con A.V. ≤3μm, B.V. ≤6μm, L.A. ≤30μm 18
17’. Esporas con A.V. >3μm, B.V. >6μm, L.A. >30μm 19
18 (17). Esporas con E.P. >60μm, L.A. ≤25μm, >5μm ....*S. triseriale*
18’. Esporas con E.P. <60μm, L.A. >25μm, B.V. ≤5μm ....*S. maritimum*
19 (17’). Esporas con E.E. >45μm, L.A. >34μm ....*S. ptilorhizon*
19’. Esporas con E.E. ≤45μm, L.A. ≤34μm 20
20 (19’). Esporas con E.E. >40μm, A.V. >3.8μm ....*S. subandinum*
20’. Esporas con E.E. ≤40μm, A.V. ≤3.8μm ....*S. semipinnatifidum*

Abreviaciones: A.V. Altura de la verruga (verrugas periféricas), B.V. Base de la verruga (verrugas periféricas), E.E. Eje ecuatorial, E.P. Eje polar, I.A.A. Índice de área apertural, L.A. Longitud de la apertura y V.C. Verruga central.

Descripción de las esporas para los taxones de *Serpocaulon* (Polypodiaceae) registrados en la Cordillera Central de Colombia.

1 *Serpocaulon adnatum* (Kunze ex Klotzsch.) A. R. Sm., Taxon 55(4): 927. 2006. *Polypodium adnatum* Kunze ex Klotzsch., Linnaea 20: 395. 1847. *Goniophlebium adnatum* (Kunze) Moore, Index fil. 385. 1862. Tipo: Venezuela, “Merida Colombie”, 1865, *Moritz 353* (holotipo B n.v., isotipo BM). (Fig. 7, A-D, Tabla 2).

Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura**: Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal, plano-convexa a cóncavo-convexa. **Esporodermis**: Exosporio ligera a prominentemente verrugado. Las verrugas se distrribuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma regular, con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis.

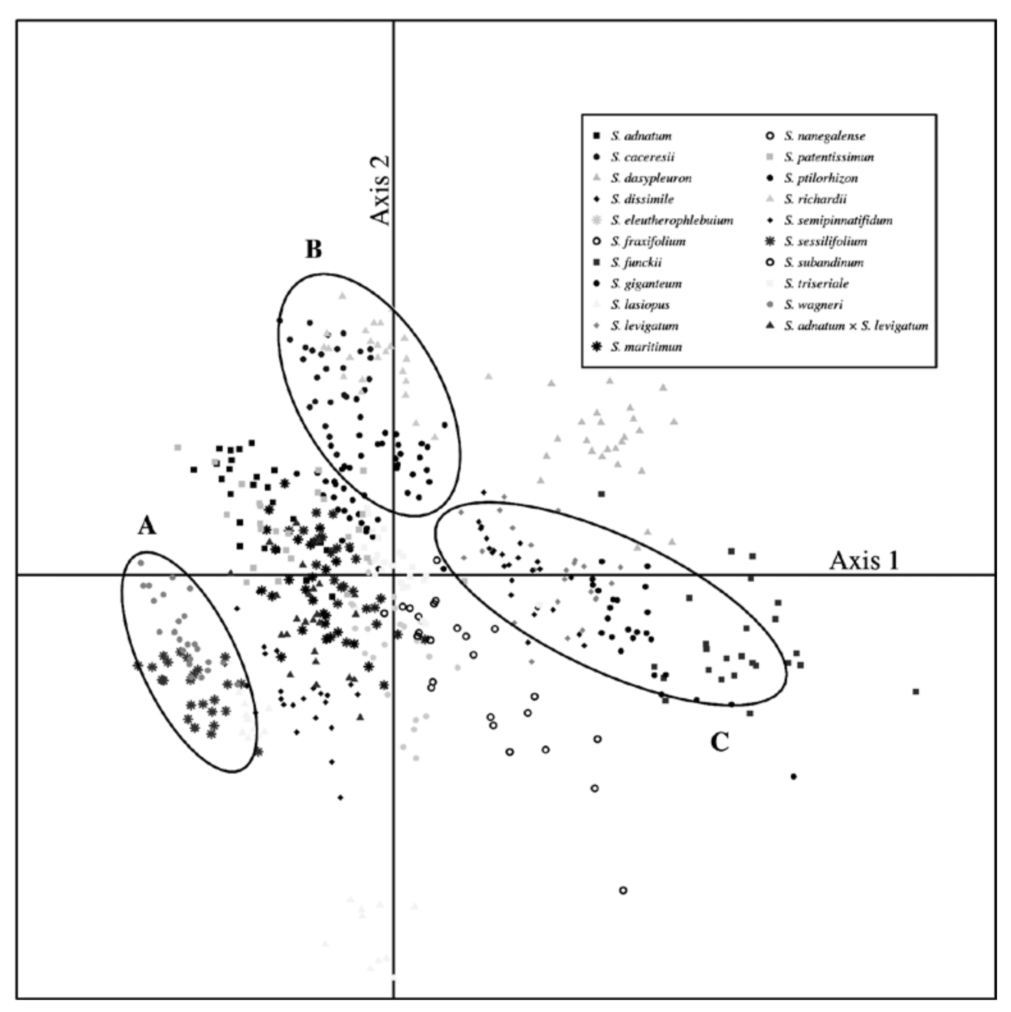


Figura 2. Análisis de componentes principales (ACP). Agrupamientos de las especies según la morfología de las esporas. **A** Perisporio grueso con pliegues (*S. sessilifolium* y *S. wagnerii*), **B**. Verrugas con formas angulares (*S. ceceresii*, *S. giganteum*, *S. richardii*), **C**. Verrugas >5µm) (*S. funckii, S. semipinnatifidum* y *S. ptilorhizon*).

2 *Serpocaulon caceresii* (Sodiro) A. R. Sm., Taxon 55(4): 928. 2006. *Polypodium caceresii* Sodiro, Crypt. Vasc. Quit. 360. 1893. Tipo: Ecuador, cerca del río Napo, *R. Caceres s.n.* (holotipo Q¡, isotipos BM, K, P, U). (Fig. 5, A-D, Tabla 2). **Tipo:** Mónada, heteropolar, con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal a sub-elipsoidal, cóncavo-convexa a plano-convexa. **Esporodermis**: Exosporio prominentemente verrugado. Las verrugas se distribuyen irregularmente, presentan tamaño y forma irregular, con superficie apical aplanada a redondeada y apariencia ligeramente cuadrada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis. Esta especie presentó los menores registros el eje ecuatorial.

3 *Serpocaulon dasypleuron* (Kunze) A. R. Sm., Taxon 55 (4): 927. 2006. *Polypodium dasypleuron* Kunze, Linnaea 9: 43. 1834.

Index fil. 74, 1857. Tipo: Perú, Papayaco, *Poeppig sn.* (holotipo LZ-destruido, isotipo K n.v.). (Fig. 5, E-H, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar, con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal, plano-convexa a cóncavo-convexa. **Esporodermis**: Exosporio ligero a prominentemente verrugado. Las verrugas se distribuyen irregularmente, presentan tamaño y forma irregular, con superficie apical aplanada y de aspecto cuadrado. **Observaciones**: Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis.

4 *Serpocaulon dissimile* (L.) A. R. Sm., Taxon 55(4): 927. 2006. *Polypodium dissimile* L., Syst. Nat. Ed. 10: 1325. 1759. *Goniophlebium dissimile* (L.) J. Sm., J. Bot. (Hooker) 4: 57. 1841. Tipo: Jamaica, *Browne s.n.* (holotipo LINN¡). *Polypodium chnoodes* Spreng. Neue Entdeck. Pflanzenk. 3: 6. 1822. Tipo: Martinique *T. Kohaut s.n.* (LZ (destruido)). (Fig. 4, A-D, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar, con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal, plano-convexa. **Esporodermis**: Exosporio ligeramente verrugado que genera una apariencia lisa. Las verrugas se distribuyen homogéneamente y presentan tamaño y forma regular con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio grueso a delgado, sin pliegues, persistente una vez realizada la acetólisis.

5 *Serpocaulon eleutherophlebium* (Fée) A. R. Sm., Taxon 55(4): 919. 2006. *Goniophlebium eleutherophlebium* Fée*,* Mém. Foug. 5: 255. 1852. *Polypodium eleutherophlebium* (Fée) Mett., Farngatt. 1: 75. 1857. Tipo: Venezuela, Mérida, *Funk & Schlim 1102* (lectotipo P (designado por R. V. Hensen, Nova Hedwigia 50: 3-4, 1990). (Fig. 7, E-H, Tabla 2).

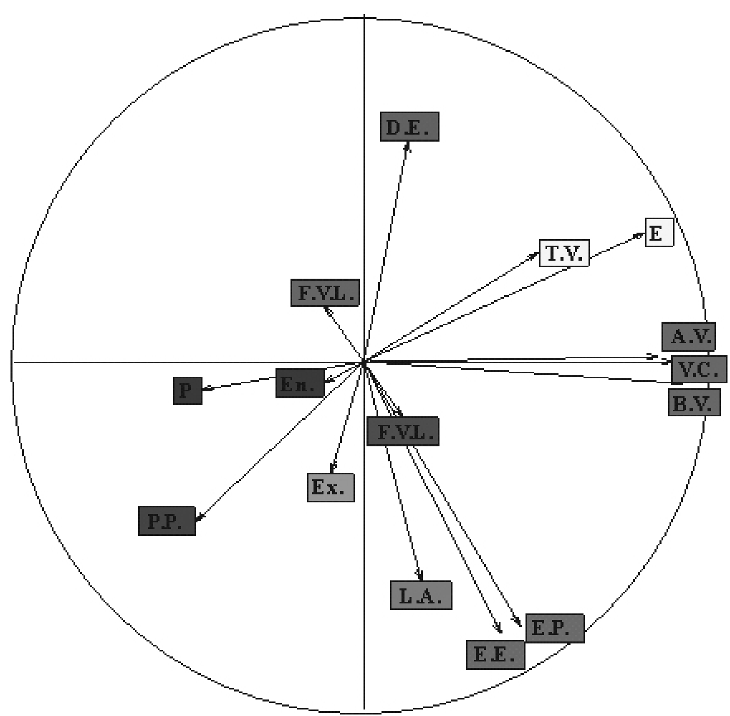


Figura 3. Circulo de correlaciones del ACP.
D.E.= Distribucion escultura, T.V.= Tipo de verruga, E= Exosporio, A.V.=Altura verruga, V.C.=Verruga central, B.V.= Base verruga, E.P.= Eje polar, E.E.= Eje ecuatorial, L.A.= Longitud apertura, E= Exosporio, P.P.= Pliegues perisporio, En= Endosporio, P=Perisporio, F.V.L= Forma verruga vista lateral, F.V.P= Forma verruga vista polar.

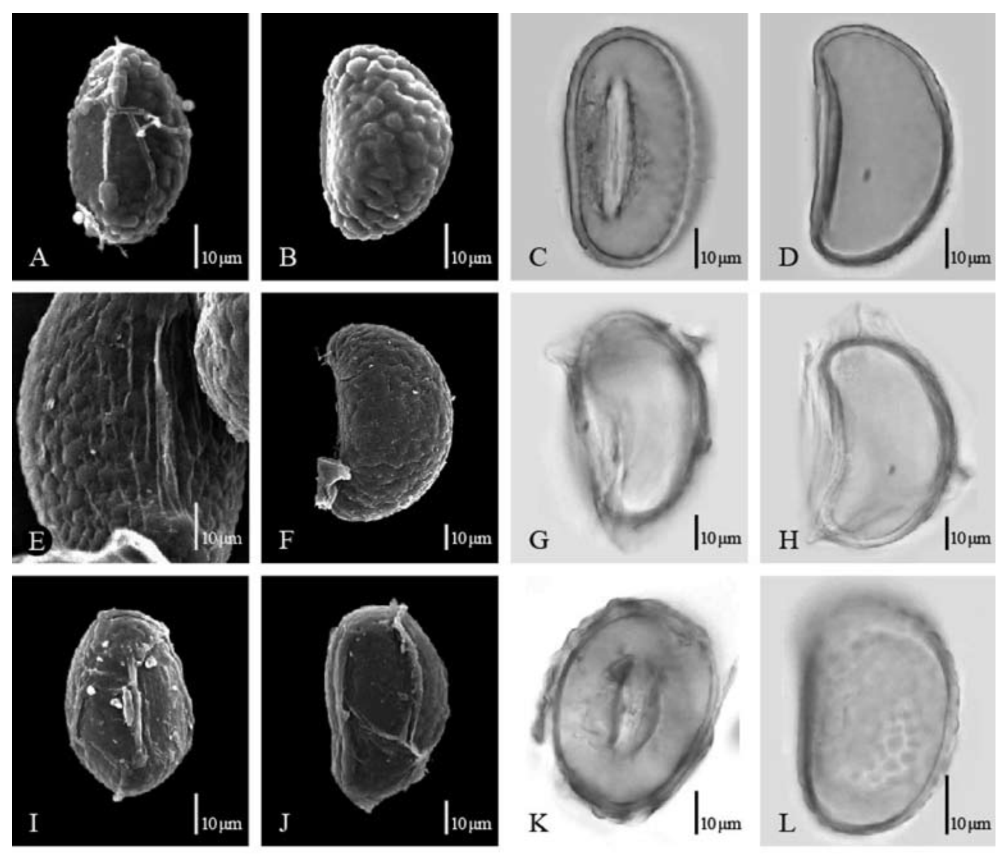


Figura 4. Grupo I. Esporas con verrugas poco prominentes que generan una apariencia lisa. (**A-D.** *Serpocaulon dissimile,* **E-H**. *S. lasiopus,* **I-L.** *S. wagneri*).

Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta y gruesa. **Forma**: Elipsoidal a sub-elipsoidal, cóncavo-convexa a plano-convexa. **Esporodermis**: Exosporio ligeramente verrugado. Las verrugas se distribuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma regular, con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio grueso a delgado, sin pliegues, persistente una vez realizada la acetólisis.

6 ***Serpocaulon fraxinifolium*** **(Jacq.) A. R. Sm.**, Taxon 55(4): 928. 2006. *Polypodium fraxinifolium* Jacq., Collectanea 3: 187. 1789. *Goniophlebium fraxinifolium* (Jacq.) T. Moore, Index fil. 74, 1857. Tipo: Venezuela, Distr. Federal Caracas, *Bredemeyer s.n.* (holotipo W n.v.). (Fig. 7, I-L, Tabla 2).

Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta y gruesa. **Forma**: Elipsoidal a sub-elipsoidal, plano-convexa a cóncavo-convexa. **Esporodermis**: Exosporio prominentemente verrugado. Las verrugas se distribuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma regular, con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis.

7 ***Serpocaulon funckii*** **(Mett.) A. R. Sm.**, Taxon 55(4): 928. 2006. *Polypodium funckii* Mett., Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. 2: 57. 1857. Tipo: Venezuela, *N. Funck & L. J. Schlim 963* (holotipo BM¡). (Fig. 6, A-D, Tabla 2).

Tipo: Mónada, heteropolar, con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal a globular, plano-convexa a cóncavo-convexa. **Esporodermis**: Exosporio prominentemente verrugado. Las verrugas se distribuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma irregular, con superficie apical redondeada a cuadrada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis. Esta especie presentó los mayores registros de las verrugas centrales y la base y altura de las verrugas periféricas.

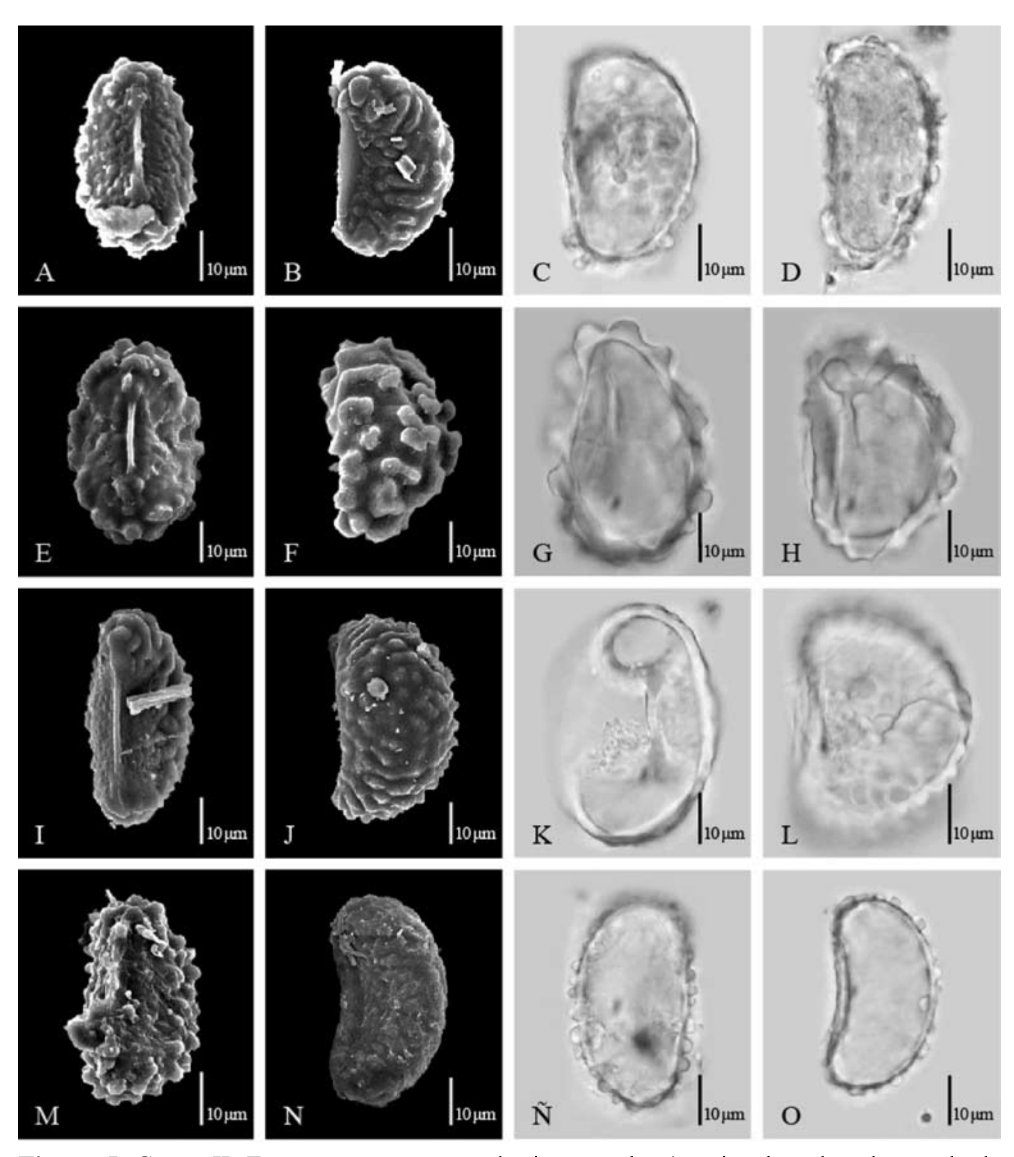


Figura 5. Grupo II. Esporas con verrugas de tipo angular (apariencia aplanada, cuadrada o cónica). (**A-D.** *Serpocaulon caceresii,* **E-H.** *S. dasypleuron,* **I-L.** *S. giganteum,* **M-O.** *S. richardii*).

8 ***Serpocaulon giganteum*** **(Desv.) A. R. Sm.**, Taxon 55(4): 928. 2006. *Polypodium giganteum* Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6. 236. 1827. Tipo: Brasil, *Anónimo s.n.* (holotipo P¡). (Fig. 5, I-L, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal a sub-elipsoidal, plano-convexa a cóncavo-convexa. **Esporodermis**: Exosporio prominentemente verrugado. Las verrugas se distribuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma irregular, con superficie apical cónica a redondeada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis.

9 ***Serpocaulon lasiopus*** **(Klotzsch) A. R. Sm.**, Taxon 55(4): 927. 2006. *Polypodium lasiopus* Klotzsch., Linnaea 20: 393. 1847. *Goniophlebium lasipus* (Klotzsch) T. Moore, Index Fil. 391, 1862. Tipo: Venezuela, *Moritz 256* (holotipo B¡, isotipos BM, P). (Fig. 4, E-H, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal a globular, plano-convexa a cóncavo-convexa. **Esporodermis**: Exosporio ligeramente verrugado que genera una apariencia lisa. Las verrugas se distribuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma regular, con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis. Esta especie presentó los mayores registros del eje ecuatorial y polar.

10 ***Serpocaulon levigatum*** **(Cav.) A. R. Sm.**, Taxon 55(4): 928. 2006. *Polypodium levigatum* Cav., Descr. Pl. 244. 1802. Tipo: Ecuador, Pichincha, *Née s.n.* (holotipo US n.v.). (Fig. 6, E-H, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura**: Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal, plano-convexa a cóncavo-convexa. **Esporodermis**: Exosporio prominentemente verrugado. Las verrugas se distrribuyen homogéneamente, presentan, tamaño irregular, con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis.

11 ***Serpocaulon adnatum*** **(Kunze ex Klotzsch) A.R. Sm.** × ***S. levigatum*** **(Cav.) A. R. Sm.** Tipo: Colombia, flanco occidental de la Cordillera Central de Colombia, Manizales-Caldas, en zona aledaña a la ciudad por la vía a la población de Neira, *D. Sanín et al. 2646* (holotipo FAUC, isotipos HUA, COL). (Fig. 7, M-O, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal, plano-convexa a cóncavo-convexa. **Esporodermis**: Exosporio prominetemente verrugado. Las verrugas se distribuyen densa y homogéneamente, presentan tamaño y forma regular, con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio grueso con pliegues, removido parcialmente en la acetólisis.

12 ***Serpocaulon maritimum*** **(Hieron.) A. R. Sm.**, Taxon 55(4): 928. 2006. *Polypodium maritimum* Hieron., Bot. Jahrb. Syst. 34: 527.1904. Tipo: Colombia, Buenaventura, Río Dagua, *Lehmann 5035* (holotipo B¡, isotipos K, US). (Fig. 7, P-S, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal, plano-convexa a cóncavo-convexa. **Esporodermis**: Exosporio prominentemente verrugado. Las verrugas se distribuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma regular, con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis.

13 ***Serpocaulon nanegalense*** **(Sodiro) A. R. Sm.**, Taxon 55(4): 927. 2006. *Polypodium nanegalense* Sodiro, Recens. Crypt. Vasc. Quit. 65. 1883. Tipo: Ecuador, Pichincha, Valle de Nanegal, *L. Sodiro s.n.* (holotipo Q¡). (Fig. 8, A-D, Tabla 2).

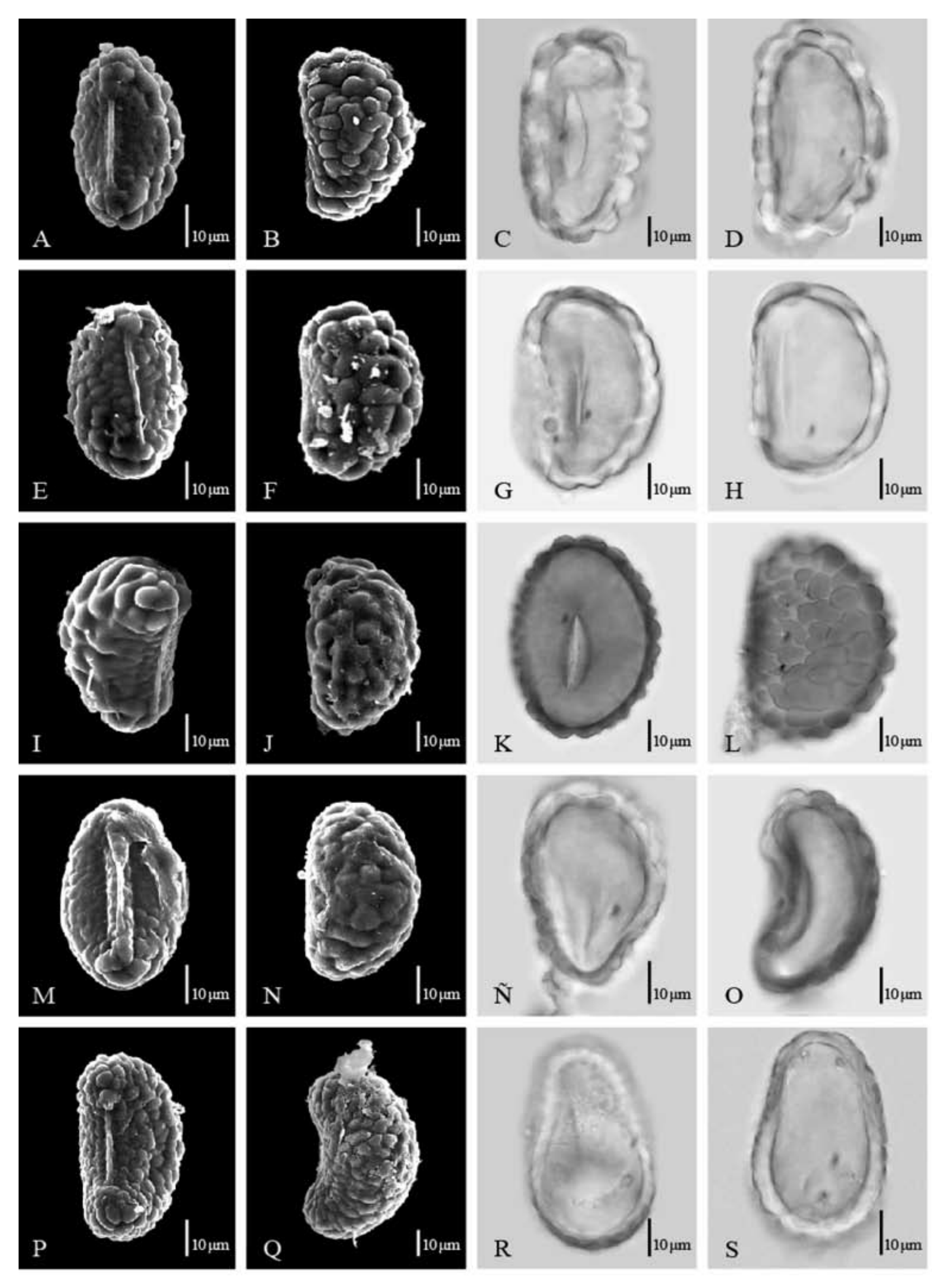


Figura 6. Grupo III. Esporas con verrugas grandes (≥5 µm). (**A-D.** *Serpocaulon funckii,* **E-H.** *S. levigatum,* **I-J.** *S. ptilorhizon,* **M-O.** *S. semipinnatifidum,* **P-S.** *S. subandinum*).

Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal a sub-elipsoidal, plano-convexa a cóncavo-convexa. **Esporodermis**: Exosporio ligera a prominentemente verrugado. Las verrugas se distribuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma regular, con superficie apical redondeada a aplanada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis.

14 *Serpocaulon patentissimum* (Mett. ex Kuhn) A. R. Sm., Taxon 55(4): 928. 2006. *Polypodium patentissimum* Mett. ex Kuhn, Linnaea 36: 1869. Tipo: Ecuador, Chimborazo, Bolivar, 1000 m. *R. Spruce 5713* (holotipo K¡, isotipo BM). (Fig. 8, E-H, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal a globular; plano-convexa a cóncavo-convexa. **Esporodermis**: Exosporio ligera a prominentemente verrugado. Las verrugas se distribuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma regular, con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis.

15 *Serpocaulon ptilorhizon* (Christ) A. R. Sm., Taxon 55(4): 929. 2006. *Polypodium ptilorhizon* Christ, Bull. Herb. Boissier, sér. 2, 5: 6. 1905. Tipo: Costa Rica, *Werckle s.n.* (holotipo P¡). (Fig. 6, I-L, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal, plano-convexa a cóncavo-convexa. **Esporodermis**: Exosporio prominentemente verrugado. Las verrugas se distribuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma irregular, con superficie apical redondeada a cuadrada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis.

16 *Serpocaulon richardii* (Klotzsch) A. R. Sm., Taxon 55(4): 929. 2006. *Polypodium richardii* Klotzsch, Linnaea 20: 394, 1847. Tipo: Guyana Inglesa, *Schomburgk 1651* (holotipo NY n.v., isotipos B, K). (Fig. 5, M-O, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal a sub-elipsoidal, cóncavo-convexa a plano-convexa. **Esporodermis**: Exosporio prominentemente verrrugado. Las verrugas se distribuyen irregularmente separadas unas de otras. Presentan tamaño y forma irregular, con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis. Esta especie presentó los menores registros el eje polar.

17 *Serpocaulon semipinnatifidum* (Fée) A. R. Sm., Taxon 55(4): 929. 2006. *Goniophlebium semipinnatifidum* Fée, Mém. Foug. 5: 256. 1852. Tipo: Colombia, Pamplona, *Funck & Schlim 1363* (holotipo P n.v.). (Fig. 6, M-O, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal, sub-elipsoidal a globular, plano-convexa. **Esporodermis**: Exosporio prominentemente verrugado. Las verrugas se distibuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma regular, con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis.

18 *Serpocaulon sessilifolium* (Desv.) A. R. Sm., Taxon 55(4): 929. 2006. *Polypodium sessilifolium* Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6: 238. 1827. Tipo: Perú, *Anónimo s.n.* (holotipo P¡). (Fig. 8, I-L, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal a globular, cóncavo-convexa a plano-convexa. **Esporodermis**: Exosporio ligera a prominentemente verrugado. Las verrugas se distibuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma regular, con superficie apical redondeada a aplanada. **Observaciones:** Perisporio grueso con pliegues, removido parcialmente en la acetólisis. Esta especie presentó los menores registros de la base de las verrugas periféricas.

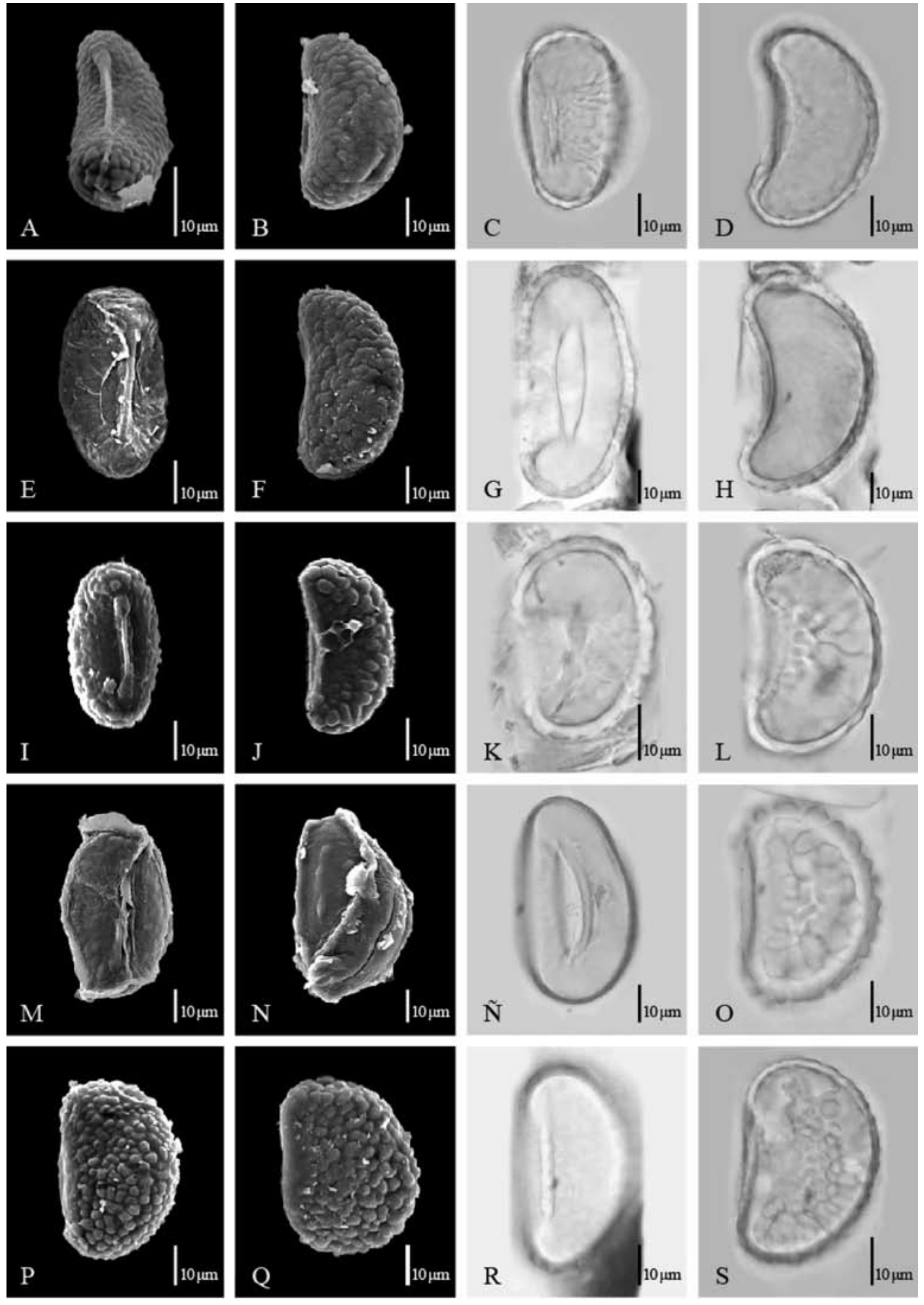


Figura 7. Grupo IV. Esporas con verrugas pequeñas (<5 µm). (**A-D.** *Serpocaulon adnatum,* **E-H.** *S. eleutherophlebium*, **I-L.** *S. fraxinifolium*, **M-O.** *S. adnatum* × *S. levigatum,* **P-S.** *S. maritimum*).

19 *Serpocaulon subandinum* (Sodiro) A. R. Sm., Taxon 55(4): 929. 2006. *Polypodium subandinum* Sodiro, Crypt. Vasc. Quit. 348. 1893. Tipo: Ecuador, Pichincha, Pasochoa, *Sodiro s.n.* (holotipo QPLS¡). (Fig. 6, P-S, Tabla 2).

Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal, cóncavo-convexa a plano-convexa. **Esporodermis**: Exosporio prominentemente verrugado. Las verrugas se distribuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma regular, con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis.

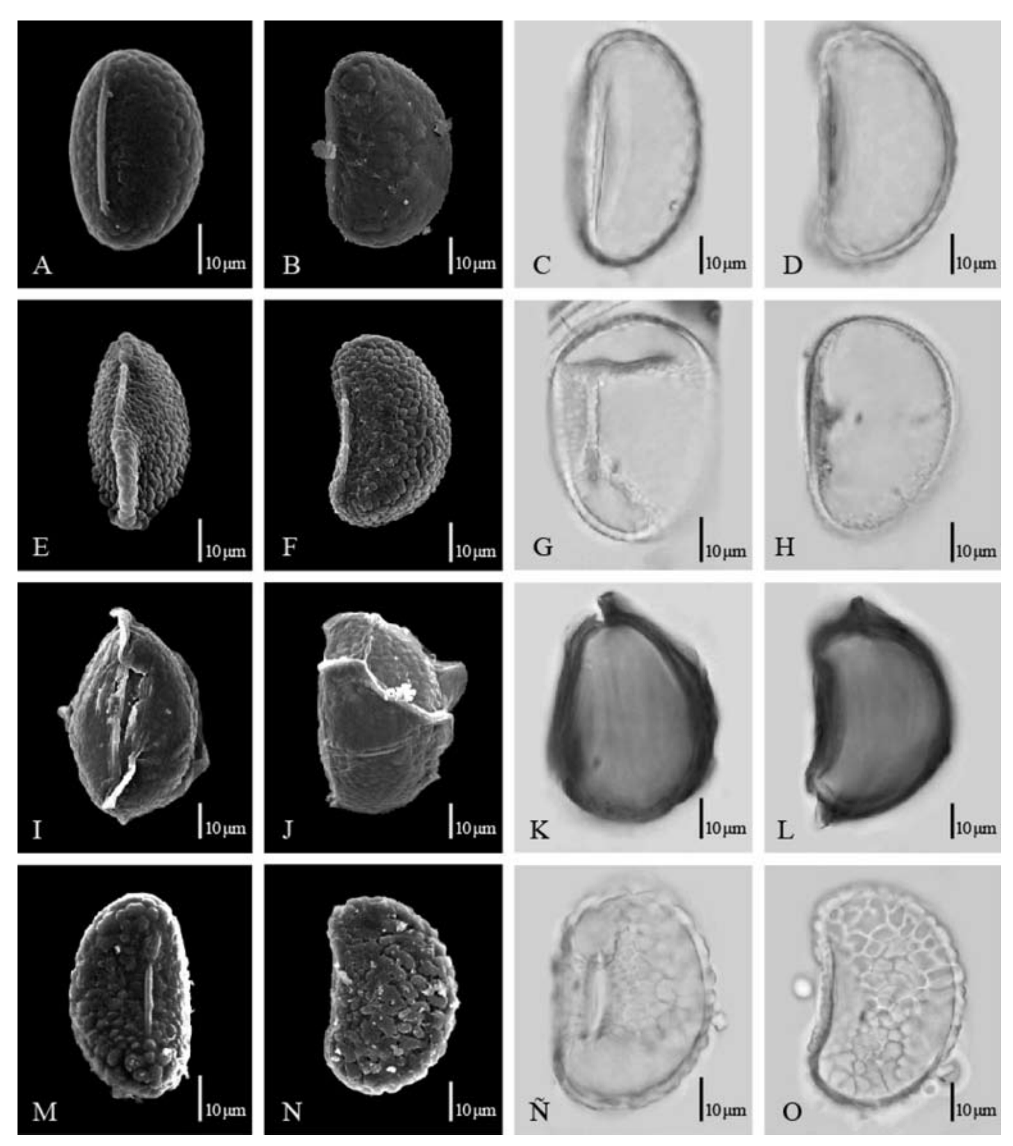


Figura 8. Grupo IV. Esporas con verrugas pequeñas (<5 µm). (**A-D.** *Serpocaulon nanegalense*, **E-H.** *S. patentissimum*, **I-L.** *S. sessilifolium* y **M-P.** *S. triseriale*).

20 *Serpocaulon triseriale* (Sw.) A. R. Sm., Taxon 55(4): 929. 2006. *Polypodium triseriale* Sw. J. Bot. (Schrader) 2: 26. 1800 (1801). *Goniophlebium triseriale* (Sw.) Wherry. Amer. Fern J. 54 (3): 144. 1964. *Goniophlebium triseriale* (Sw.) Pic. Serm. Webbia 31 (1): 248. 1977. Tipo: Indias Orientales, *Anónimo s.n.* (holotipo S n.v.). (Fig. 8, M-O, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal, cóncavo-convexa a plano-convexa. **Esporodermis**: Exosporio ligeramente verrugado. Las verrugas se distribuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma irregular, con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio delgado sin pliegues, removido totalmente en la acetólisis.

21 *Serpocaulon wagneri* (Mett.) A. R. Sm., Taxon 55(4): 929. 2006. *Polypodium wagneri* Mett., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 2 (2): 255. 1864. Lectotipo B (designado por Hensen, Nova Hedwigia 50 (3-4): 279-336. 1990): Panamá, Chiriquí, *Wagner s.n.* (Fig. 4, I-L, Tabla 2).
Tipo: Mónada, heteropolar con simetría bilateral. **Apertura:** Monolete, recta. **Forma**: Elipsoidal, sub-elipsoidal a globular, plano-convexa. **Esporodermis**: Exosporio ligeramente verrugado que genera una apariencia lisa. Las verrugas se distribuyen homogéneamente, presentan tamaño y forma regular, con superficie apical redondeada. **Observaciones:** Perisporio grueso con pliegues, removido parcialmente en la acetólisis. Esta especie presentó los menores registros de las verrugas centrales y la altura de las verrugas periféricas.

Análisis morfológico

Se registran por primera vez descripciones y fotografías para las esporas de *S. funckii*, *S. adnatum* × *S. levigatum*, *S. nanegalense*, *S. patentissimum* y *S. ptilorhizon.* De esta forma, el muestreo realizado representa el 48% de las especies descritas en *Serpocaulon*, lo cual, sumado a otros estudios, constituye el 71% de las especies.

Las esporas de *Serpocaulon lasiopus* presentan los mayores registros en el eje ecuatorial y polar, al contario de *S. caceresii* que exhibió la menor longitud el eje ecuatorial y *S. richardii* la menor en el polar. Las esporas con mayor longitud en la apertura son las de *S. lasiopus*, *S. dissimile* y *S. eleutherophlebium*, mientras el menor registro lo presenta *S. adnatum.* Las verrugas de mayor tamaño se presentan en *S. funckii* y las de menor en *S. wagneri* y *S. sessilifolium* (Tabla 2).

Se encontraron agrupamientos en el análisis de ACP para taxones cuya morfología es representada por caracteres como la presencia de pliegues en el perisporio (*Serpocaulon sessilifolium* y *S. wagneri*) (Fig. 2), esporas y verrugas de gran tamaño (*S. funckii* y *S. ptilorhizon*) (Fig. 2) y verrugas con formas angulares (*S. caceresii, S. dasypleuron* y *S. richardii*) (Fig. 2).

Los grupos presentados a continuación, no están justificados totalmente por el análisis de ACP, ya que la mayoría de las especies se conglomeraron sin un patrón definido. Sin embargo, se proponen y describen cuatro grupos: Grupo I (*Serpocaulon dissimile, S. lasiopus* y *S. wagneri*), especies que se caracterizan por presentar verrugas poco prominentes que generan una apariencia lisa (Fig. 4). Grupo II (*S. caceresii*, *S. dasypleuron*, *S. giganteum* y *S. richardii*), conformado por especies con verrugas angulares, las cuales pueden ser de apariencia aplanada, cuadrada o cónica (Fig. 5). Grupo III (*S. funckii*, *S. levigatum*, *S. ptilorhizon*, *S. semipinnatifidum* y *S. subandinum*), el cual presenta especies con esporas de verrugas grandes (>5µm) (Fig. 6). Grupo IV (*Serpocaulon adnatum, S. eleutherophlebium*, *S. fraxinifolium*, *S. adnatum* × *S. levigatum, S. maritimum*, *S. nanegalense*, *S. patentissimum*,

S. sessilifolium y *S. triseriale*), constituido por especies con esporas que presentan verrugas pequeñas (≤5µm) (Fig. 7 y 8).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos concuerdan con registros previos sobre la morfología de las esporas de *Serpocaulon* (Tabla 1), las cuales se caracterizan por ser de tipo mónada, heteropolar, con simetría bilateral y ornamentación verrugada (Murillo & Bless 1978, Hensen 1990, Tryon & Lugardon 1991, Contreras-Duarte *et al*. 2006, Cohelo & Esteves, 2011).

Complementariamente a las descripciones disponibles, se presenta información de caracteres poco explorados como el diámetro de las verrugas centrales, la altura, la forma y la base de las verrugas periféricas, el tipo de verruga y su distribución en la espora.

El uso de los caracteres permitió ampliar la descripción de las especies y resolver problemas taxonómicos para algunas especies a nivel infragenérico. Por ejemplo *Serpocaulon funckii* y *S. ptilorhizon*, son especies de zonas altas del norte de los Andes y Centro América, confundidas entre sí por presentar láminas pinnatisectas, rizomas largamente reptantes con escamas dispersas y adpresas. Según la descripción aquí presentada, estas especies pueden determinarse por la altura y base de las verrugas periféricas y el diámetro de las verrugas centrales. El mismo caso se registró en el grupo de especies con láminas pinnadas y rizomas largamente reptantes (*S. adnatum*, *S. caceresii*, *S. fraxinifolium*, *S. giganteum* y *S. richardii*), las cuales son frecuentemente confundidas en los herbarios, especialmente los taxones que presentan escamas del rizoma adpresas (*S. adnatum, S. fraxinifolium* y *S. giganteum*) (Moran 1995). Sin embargo, pueden diferenciarse por la forma y tamaño de sus verrugas (Longitud de la base de las verrugas periféricas y la presencia de verrugas angulares) (Tabla 2).

Al comparar las filogenias propuestas a partir de caracteres moleculares (Smith *et al*. 2006, Kreier *et al*. 2008) con el ACP, se reconoció el grupo constituido por las especies que presentan verrugas angulares (*S. caceresii*, *S. dasypleuron* y *S. richardii*), las cuales estan agrupadas en el clado IX dentro de la filogenia propuesta por Kreier *et al*. (2008) (Tabla 3).

Entre los grupos propuestos para las especies de la Cordillera Central de Colombia, descritos a partir de la similitud en la morfología de su exosporio, existen taxones que, igualmente se agruparon en los clados sugeridos por otros autores, así: las especies pertenecientes al Grupo I, caracterizadas por presentar aspecto psilado y tamaño reducido en las verrugas pertenecen al clado III (Smith *et al.* 2006, Kreier *et al*. 2008) (Tabla 3). El Grupo II presenta especies como *Serpocaulon giganteum* y *S. richardii* incluidas en el clado IV de Smith *et al*. (2006). Así mismo, las especies del Grupo II se registran en el clado IX propuesto por Kreier *et al*. (2008) (Tabla 3).

Serpocaulon levigatum, *S. ptilorhizon* y *S. subandinum*, pertenecientes al Grupo III, se incluyen en los clados IV (Smith *et al*. 2006) y VIII a, b (Kreier *et al*. 2008). Por último, los taxones que conforman el Grupo IV, pertenecen al clado IV, propuesto por Smith *et al*. (2006). *Serpocaulon eleutherophlebium* y *S. patentissimum* corresponden al clado VIII b de la filogenia de Kreier *et al*. (2008). Es necesario mencionar que *Serpocaulon adnatum* y *S. nanegalense* no fueron estudiados en ninguna filogenia y que *S. triseriale* y *S. sessilifolium*, pertenecientes a este grupo, son incluidos en otros clados (Tabla 3).

Tabla 3. Comparación morofológica de las esporas de 21 taxones de *Serpocaulon* con su posición en las filogenias moleculares.

Grupo	Especies	Clados en las Filogenia molecular	
		Smith *et al.* (2006)	Kreier *et al.* (2008)
I (Verrugas ligeramente pronunciadas que generan aparriencia lisa)	*Serpocaulon dissimile*	-	III b
	S. lasiopus	III	IV
	S. wagneri	III	III b
II (Verrugas angulares)	*S. caceresii*	-	IX
	S. dasypleuron	-	IX
	S. giganteum	IV	IX
	S. richardii	IV	IX
III (Esporas grandes >5 µm)	*S. funckii*	-	-
	S. levigatum	IV	VIII a
	S. ptilorhizon	IV	VIII a
	S. semipinnatifidum	-	-
	S. subandinum	IV	VIII b
IV (Esporas pequeñas <5 µm)	*S. adnatum*	-	-
	S. eleutherophlebium	IV	VIII b
	S. fraxinifolium	IV	IX
	S. adnatum × *S. leviga tum*	-	-
	S. maritimum	IV	VI, IX a
	S. nanegalense	-	-
	S. patentissimum	IV	VIII b
	S. sessilifolium	II	V
	S. triseriale	I	II

Los anteriores resultados representan argumentos taxonómicos que aportan a la construcción de una propuesta para la clasificación infragenérica de *Serpocaulon,* la cual debe sustentarse en la exploración de más caracteres, los cuales junto a la morfología de las esporas confirmen las relaciones naturales entre las especies.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Caldas. Al personal del Instituto de Investigaciones en Estratigrafía-IIES. A los herbarios COL, CUVC, CAUP, HUA, HUQ, FAUC, JAUM, PSO y TOLI, por amablemente permitirnos la consulta de sus ejemplares. A nuestros amigos y maestros Ivonne Castañeda, Cesar Velásquez y Ligia Estella Urrego (Laboratorio de Paleoecología, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín). Al profesor Medardo Pérez (Laboratorio de Microscopía Avanzada, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín) por su apoyo en la toma de las fotografías en el microscopio electrónico. A los palinólogos Diana Ochoa y Ángelo Plata por sus comentarios y aportes. A los amigos y estudiantes del Semillero en Biodiversidad y Recursos Fitogenéticos, especialmente a Luis Fernando Coca. Al profesor Luis Miguel Álvarez Mejía (Herbario Universidad de Caldas-FAUC). A Andrés Pérez (Instituto de Investigaciones en Estratigrafía-IIES), por su increíble aporte gráfico. A Jhon Ortiz (STRI-Panamá) por su amistad y soporte estadístico. A los profesores Enrique Moreno (STRI-Panamá), Daniel Tejero-Díez (UNAM-Mexico) y Alexander Rojas-Alvarado (UNA-Costa Rica), por sus valiosos aportes al texto.

LITERATURA CITADA

Botanicus. 2010. Missouri Botanical Garden Library. 15 jun. 2010. <http://www.botanicus.org> St. Louis Missouri.

Bores. 2010. Missouri Botanical Garden Library. 15 jun. 2010. <http://www.bores.org/> St. Louis Missouri.

BGBM. 2010. Jardín Botánico de Berlín-B. 17 Jun. 2010. <http://www.bgbm.org/default.htm>Berlín.

COELHO, C. & L. ESTEVES. 2011. Spore morphology of *Serpocaulon* A. R. Sm. and related taxa from Brazil (Polypodiaceae). Grana 50: 165-181.

CONTRERAS-DUARTE, A. R., J. BOGOTÁ-ÁNGEL, & L.C. JIMÉNEZ-BULLA. 2006. Atlas de las esporas de Pteridofítos de Chipaque (Cundinamarca, Colombia). Caldasia 28: 327-357.

ERDTMAN, G. 1986. *Pollen morphology and plant taxonomy*. Hafner publishing company, Nueva York.

ESTEVES, L. M. & C. B. COELHO. 2011. Variabilidade morfológica dos esporos de *Serpocaulon* A. R. (Polypodiaceae J. Presl) em função de variáveis ambientais. en: D. S. Rodriguez & A. de Oliveira Fidalgo (eds.) 18[a] Runião Anual do Instituto de Botânica. Instituto de Botânica, São Paulo.

HENSEN, R.V. 1990. Revision of the *Polypodium loriceum* Complex (Filicales, Polypodiaceae). Nova Hedwingia 50: 279-336.

HERRERA, L. F. & L. E. URREGO. 1996. *Atlas de polen de plantas útiles y cultivadas de la Amazonía colombiana*. Tropenbos, Bogotá.

INDEX HERBARIORUM. *Part I: the herbaria of world*. The New York Botanical Garden: http://sweetgum.nybg.org/ih/revisado 8 sep 2012. Bronx, Nueva York.

KREIER, H. P., M. REX, K. WEISING, M. KESSLER, A. R. SMITH & H. SCHNEIDER. 2008. Inferring the diversification of the epiphytic fern genus *Serpocaulon* (Polypodiaceae) in South America using chloroplast sequences and amplified fragment length polymorphisms. Plant Systematics and Evolution 274: 1-16.

KREMP, G. O.W. 1965. *Morphologic Encyclopaedia of Palynology*. Tucson: University of Arizona Press.

KEW. 2010. Real Jardín Botánico de Inglaterra-KEW. 20 Jun. 2010. <http://www.kew.org/collections/herbcol.html> Inglaterra.

LABIAK, P. & J. PRADO. 2008. New Combinations in *Serpocaulon* and a Provisional Key for the Atlantic Rain Forest Species. American Fern Journal 98: 13-159.

LELLINGER, D. B. 1989. *The ferns and ferns-allied of Costa Rica, Panamá, and the Chocó (Part 1: Psilotaceae through Dicksoniaceae)*. American Fern Society, Washington D.C.

MICKEL, J. T. & J. M. BEITEL. 1988. *Pteridophyte flora of Oaxaca, México*. Memoirs of New York Botanical Garden 46: 1-568.

MICKEL, J. T. & A. R. SMITH. 2004. *Mexical pteridophytes*. Mem. New York Botanical Garden 88: 1-1055.

MOORE, P. D., J. A. WEEB & M. E. COLLINSON. 1991. Pollen analysis (second edition). Blackwell Scientific, Londres.

MORAN, R. C. 1995. *Polypodium*. En: R.C. Moran & R. Riba (eds.). Psilotaceae a Salviniceae, Flora Mesoamericana, Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden and The Natural History Museum ed. 1: 349-364. México, Distrito Federal. Págs. 355-357.

MURILLO, M. T. & M. J. M. BLESS. 1978. Spores of Recent Colombian Pteridophyta II: Monolete spores. En: T. Van Der Hammen (ed.), The Quaternary of Colombia. Elsevier Scientific Publishing Co, Amsterdam. Págs. 319-365

PUNT, W., P.P. HOEN, S. BLACKMORE, S, NILSSON & A. LE THOMAS. 2007. Glosary of pollen and spore termynology. Review of Paleobotany and Palynology 143: 1-81.

R-DEVELOPMENT-CORE-TEAM. 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

SANÍN, D. 2006. *Serpocaulon* A. R. Sm. (Polypodiaceae), el género de helechos con forma de serpiente. Revista Universidad de Caldas: 89-103.

Sanín, D. 2011. Revisión taxonómica de *Serpocaulon* A. R. Sm. (Polypodiaceae), para la Cordillera Central de Colombia. M. Sc. Tesis, Biología Vegetal, Universidad de Caldas, Manizales.

Schneider, H., A. R. Smith, R. Cranfill, T. E. Hildebrand, C. H. Haufler & T. A. Ranker. 2004. Unraveling the phylogeny of polygramnoid ferns (Polypodiaceae and Grammitidacceae): Exploring aspects of the diversification of epifitic plants. Molecular Phylogenetic and Evolution 31: 1041-1063.

Smith, A. R. 1983. Polypodiaceae-Thelypteridaceae. Págs. 1-148 en*:* G. Harling, & L. Anderson, (eds.). Flora of Ecuador. Swedish Research Council, Estocolmo.

Smith, A. R., H. P. Kreier, C. H. Haufler, T. A. Ranker & H. Schneider. 2006. *Serpocaulon*, a new genus segregated from *Polypodium*. Taxon 55: 919-930.

Solé De Porta, N. & M. T. Murillo**.** 2005. Estudio palino-botánico de algunas especies de Pteridofita de Colombia. Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 29: 183-218.

Tryon, A. F. & B. Lugardon. 1991. *Spores of the pteridophyta. Surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies*. Springer-Verlag Inc, Nueva York.

Tryon, R. M. & R. G. Stolze**.** 1993. Pteridophyta of Perú. Part V. 18. Aspleniaceae-21. Polypodiaceae. Fieldiana Botany (new series) 32: 1-190.

Uc. 2010. Herbario de la Universidad de Berkeley-UC 17 Jun. 2010. <http://ucjeps.berkeley.edu/> California, Berkeley.

W3tropicos. 2011. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 15 Jun. 2011. <http://www.tropicos.org> St. Louis, Missouri.

Recibido: 16/04/2012
Aceptado: 04/04/2013

Anexo 1. Especímenes examinados.

Serpocaulon adnatum (Kunze ex Klotzsch) A. R. Sm. COLOMBIA. **Caldas:** Villamaría, Hacienda el Parnaso, 04°58' Norte, 75°50' Oeste, 2276 m, 23 Jul 2004, *Sanín et al. 581* (FAUC).

Serpocaulon caceresii (Sodiro) A. R. Sm. COLOMBIA. **Antioquia**: Cocorná, vereda la Piñuela, 06º02'Norte, 75º08' Oeste, 1000-1500 m, 13 Abr 1991, *Giraldo-Cañas 71* (HUA). Amalfi: Entre Amalfi y Medellín, 13,5 Km al SW de Amalfi, 06º54' Norte, 75º06' Oeste, 1510 m, 17 Feb 1989, *MacDougal & Betancur 4088* (HUA).

Serpocaulon dasypleuron (Kunze) A. R. Sm. COLOMBIA. **Antioquia:** Cáceres: 7 km noreste de Cáceres, sobre troncal de la Paz, 07º34' Norte, 75º20' Oeste, 110-130 m, 5 Nov 1987, *Arbeláez et al. 190* (HUA). Anorí, vereda San Antonio: Finca El Cielo, 07º16' Norte, 75º04' Oeste, 725 m, 9 Nov 2003, *Rodríguez et al. 4221* (COL, HUA).

Serpocaulon dissimile (L.) A. R. Sm. COLOMBIA. **Antioquia:** Cocorná: vereda la Piñuela, vía San Francisco, 06º02' Norte, 75º08' Oeste, 700-900 m, 14 Dic 1991, *Giraldo-Cañas 749* (HUA).

Serpocaulon eleutherophlebium (Fée) A. R. Sm. COLOMBIA. **Huila-Cauca:** páramo de las Papas, cerros y alrededores de las lagunas La Magdalena y Santiago, 3530-3630 m, 5 Sep 1958, *Idrovo 3382* (COL).

Serpocaulon fraxinifolium (Jacq.) A. R. Sm. COLOMBIA. **Tolima:** Santa Isabel, vereda La Yuca, cerca de La Bodega, Finca Buenavista, 2700 m, 31 Jul 1980, *Idrovo et al. 10324* (COL). Quindío, Génova: vereda San Juan Alto, Finca La Caucasia, 04º20' Norte, 75º47' Oeste, 2500-2780 m, 19 May 1995, *Vélez et al. 5027* (COL).

Serpocaulon funckii (Mett.) A. R. Sm. COLOMBIA. **Antioquia:** Guatapé: 06º15' Norte, 75º10' Oeste, 1850 m, 20 Mar 1986, *Escobar et al. 6550* (HUA). Anorí: vereda Santa Gertrudis, Finca La Estrella. 07º07' Norte, 75º09' Oeste, 1420 m, 03 Oct 2003, *Rodríguez et al. 4133* (HUA).

Serpocaulon giganteum (Desv.) A. R. Sm. COLOMBIA. **Cauca:** municipio de Popayán: Hacienda La Lomita, Km 9 de la variante a Cali, *Ramírez et al. 7131* (CAUP).

Serpocaulon lasiopus (Klotzsch) A. R. Sm. COLOMBIA. **Antioquia:** municipio de Guarne, vereda La Quiebra, sitio La Embajada, 06º12' Norte, 75º27' Oeste, 2480 m, 29 Jun 2001, *Rodríguez et al. 3268* (HUA, JAUM).

Serpocaulon levigatum (Cav.) A. R. Sm. COLOMBIA. **Caldas:** Neira, vereda Manga Bonita, Finca San Juan, 05º09' Norte, 75º24' Oeste, 2530 m, 9 Sep 2004, *Sanín 768* (FAUC).

Serpocaulon adnatum × *S. levigatum*. COLOMBIA. **Caldas:** Manizales, vía Neira, cerca del Relleno Sanitario de la Esmeralda, 2070-2200 m, 3 Nov 2008, *Sanín et al. 2646* (FAUC, HUA).

Serpocaulon maritimum (Hieron.) A. R. Sm. COLOMBIA. **Nariño:** Junín, en dirección a Barbacoas, 01º20' Norte, 78º02' Oeste, 1000 m, 20 Dic 1972, *Haegemann & Leist 1750* (COL).

Serpocaulon nanegalense (Sodiro) A. R. Sm. COLOMBIA. **Antioquia:** Belmira, localidad Sabanas, 06º37' Norte, 75º38' Oeste, 3126 m, 09 Feb 2011, *Sanín 5067* (FAUC).

Serpocaulon patentissimum (Mett. ex Kuhn) A. R. Sm. COLOMBIA. **Antioquia:** Frontino, corregimiento La Blanquita, 06º40' Norte, 76º15'Oeste, 1350-1450 m, 10 Jul 1988, *Arbeláez 325* (HUA).

Serpocaulon ptilorhizon (Christ) A. R. Sm. COLOMBIA. **Antioquia:** Guatapé: vereda Santa Rita, 06º16' Norte, 75º10' Oeste, 1850 m, 29 Abr 1987, *Echeverry 70* (HUA).

Serpocaulon richardii (Klotzsch) A. R. Sm. COLOMBIA. **Putumayo:** municipio de Mocoa, Valle del Sibundoy, 548 m, 16 Mar 1953, *Schultes & Cabrera 10049* (COL).

Serpocaulon semipinnatifidum (Fée) A. R. Sm. COLOMBIA. **Antioquia:** Belmira, vereda El Yugal, nacimiento de la quebrada La Aldaña, 06º35' Norte, 75º41' Oeste, 2600 m, 08 Oct 2002, *Rodríguez 3667* (COL).

Serpocaulon sessilifolium (Desv.) A. R. Sm. COLOMBIA. **Caldas:** Manizales, Reserva Torre IV, 05º26' Norte, 75º20' Oeste, 2700-2800 m, 9 Mar 2008, *Sanín & Echeverry 3291* (FAUC). **Cauca:** Bolívar: corregimiento de Los Milagros, vereda Aguas Regadas, 01º49' Norte, 76º53'Oeste, 3000-3200 m, 6 Jul 2006, *Ramírez 359* (CAUP).

Serpocaulon subandinum (Sodiro) A. R. Sm. COLOMBIA. **Caldas:** Manizales, Finca La Línea, entre Reserva Torre IV y Río Blanco, 05º03' Norte, 75º22'Oeste, 3200 m, 22 May 2009, *Sanín et al. 2759* (FAUC).

Serpocaulon triseriale (Sw.) A. R. Sm. COLOMBIA. **Cauca, Popayán:** Universidad del Cauca, 02º27' Norte, 76º37'Oeste, 1713 m, 27 Nov 1999, *Salgado 36* (CAUP).

Serpocaulon wagneri (Mett.) A. R. Sm. COLOMBIA. **Antioquia:** Cáceres, Corregimiento de Manizales, 06 Jun 1987, *Mercado 21* (HUA).